©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Die Boviden des steirischen Tertiärs

Beiträge zur Kenntnis der Säugetierreste des steirischen Tertiärs VII[1]

Von Erich Thenius

Mit 11 Textabbildungen

(Vorgelegt in der Sitzung am 19. Juni 1952)

I. Einleitung.

Vorliegende Untersuchung stellt eine Revision und Neubearbeitung der Boviden des steirischen Tertiärs dar. Anlaß zu diesen Studien waren Untersuchungen über die Säugetierfaunen des Wiener Jungtertiärs. Da die Revision zu neuen Ergebnissen in systematisch-nomenklatorischer Hinsicht führte und gleichzeitig interessante phylogenetische Befunde gewonnen werden konnten, seien diese hier als weiterer Beitrag zur Kenntnis der Säugetierreste des steirischen Tertiärs veröffentlicht.

Diese Reste haben zwar bis auf einige wenige Stücke bereits vor etlichen Jahrzehnten durch Hofmann (1888, 1893), Hofmann und Zdarsky (1904), Redlich (1898, 1906) und Zdarsky (1909) eine Bearbeitung erfahren. Da jedoch den Autoren verschiedenes ausländisches Originalmaterial nicht vorlag, ist es verständlich, daß die Identifizierung einzelner Arten mit bereits beschriebenen Formen nicht erkannt bzw. ihre phylogenetische und systematische Stellung nicht richtig beurteilt wurde. Dazu kommt noch die Homomorphie des Gebisses, die für die Boviden allgemein kennzeichnend ist.

Wie auch die übrigen Säugetierreste, stammen die Boviden aus miozänen und unterpliozänen Braunkohlen, Mergeln und sonstigen Sedimenten. Sie lassen im Gegensatz zu denen des Wiener Beckens eine auffallende Artenarmut erkennen, was durch den

[1] Beiträge zur Kenntnis der Säugetierreste des steirischen Tertiärs VI. *Anthracotherium* aus dem Untermiozän der Steiermark. — Sb. Österr. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl. **160**, Wien 1951.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

damaligen Lebensraum bedingt zu sein scheint, der, wie speziell die aus Braunkohlen stammenden Säugetierreste erkennen lassen, einem Sumpf„wald"biotop entsprochen hat. Es sind nur die Eotraginen und Tragocerinen mit den Gattungen *Eotragus* und *Tragocerus* vertreten. Während von ersterer fast ausschließlich nur Gebiß und Knochenzapfen vorliegen, ist die Gattung *Tragocerus* durch ein weitgehend vollständiges Skelett belegt, dessen Untersuchung jedoch praktisch durch den Erhaltungszustand und die Art der Montage unmöglich gemacht wird. Gazellinen sind aus dem steirischen Tertiär bisher nicht bekanntgeworden.

Die Synonymlisten beziehen sich fast ausschließlich auf die steirische Literatur.

Die Untersuchungen konnten dank einer im Jahre 1950 durchgeführten, von der Österreichischen Akademie der Wissenschaften subventionierten Studienreise nach Basel, wo mir in den Sammlungen des Naturhistorischen Museums der Vergleich mit Originalmaterial aus dem schweizerischen und französischen Tertiär möglich war, abgeschlossen werden[2].

Für leihweise Überlassung und für Einsichtnahme von Originalmaterial zur Bearbeitung sei den Herren Kustos Dr. K. Murban, Museum für Bergbau, Geologie und Technik am Joanneum in Graz, und Prof. Dr. W. Petrascheck, Institut für Geologie und Lagerstättenlehre der Montanistischen Hochschule in Leoben, bestens gedankt.

II. Systematischer Teil.

Die systematische Stellung der im folgenden behandelten Gattungen hat durch Untersuchungen in den letzten Jahren eine Änderung erfahren, indem die ursprünglich als Pseudotraginae (vgl. Schlosser 1923) bezeichneten Genera *Eotragus* (= *Eocerus* Schlosser nec Sharp; s. Pilgrim 1939) und *Tragocerus* (s. Pilgrim u. Hopwood 1928) heute in die Verwandtschaft der Nilgauantilope (*Boselaphus*) gestellt und als eigene Gruppe (Boselaphini) innerhalb der Bovinae ausgeschieden werden (s. Simpson 1945). Wie bereits an anderer Stelle erörtert (1948, p. 218), werte ich mit Bohlin (1935) *Tragocerus* und verwandte Genera, wie *Miotragocerus*, *Protragocerus*, „*Austroportax*", „*Strepsiportax*" usw., als eigene systematische Einheit, die ich der Unterfamilie Boselaphinae einordne. Ähnliches gilt für *Eotragus*.

[2] Es sei auch an dieser Stelle der Österreichischen Akademie der Wissenschaften sowie der Leitung des Naturhistorischen Museums in Basel mein verbindlichster Dank ausgesprochen.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Familie: **Bovidae** Gray 1821.
Unterfamilie: Boselaphinae Knottnerus-Meyer 1907.
Genus: *Eotragus* Pilgrim 1939 (= *Eocerus* Schlosser nec Sharp 1907).

Diagnose: Kleine Boviden mit gestrecktem, nicht abgeknicktem Schädel und mit Präorbitalgruben. Kompakte, steil bis liegend direkt über der Orbita eingepflanzte Knochenzapfen einfach, nie gedreht. Entweder gestreckt oder etwas gekrümmt (auswärts oder vorwärts), parallel verlaufend oder schwach divergierend. Querschnitt rundlich bis längsoval. Sagittalkanten vorhanden bis fehlend. Orbitalrand schwach vorspringend. Gebiß neobrachyodont bis knapp mesodont[3]. Schmelzoberfläche nur schwach gerunzelt bis glatt. M. inf. mit cerviner Innenwand.

Zeitliche und räumliche Verbreitung: Burdigal bis Sarmat; Europa, Afrika.

Eotragus haplodon (H. v. Meyer) 1846 (Abb. 1—4).

1846 *Cervus haplodon* (H. v. Meyer, p. 471).
1848 *Antilope clavata* (Gervais, p. 78).
1851 *Antilope martiniana* (Lartet, p. 36).
1887 *Protragocerus martinianus* (Depéret, p. 253).
1887 *Cervus lunatus* (Hofmann, p. 284).
aff. 1888 *Palaeomeryx furcatus* (Hofmann, p. 552, Taf. VIII, Fig. 4—6).
aff. 1888 *Antilope cristata* (Hofmann, p. 548, Taf. VIII, Fig. 7, 8, IX, 1).
1891 *Antilope martiniana* (Filhol, p. 286, Taf. XLI, Fig. 10).
1891 *Antilope clavata* (Filhol, p. 291, Taf. XLI, Fig. 12).
1893 *Antilope?* sp., *Cervus?* sp. (Hofmann, p. 72, Taf. XIII, Fig. 19, 20).
1893 *Dicrocerus furcatus* (Hofmann, p. 68, Taf. XII, Fig. 16, 17).
1908 *Antilope cristata* (Bach, p. 80) p. p.
1934 *Eocerus cristatus* (Pia u. Sickenberg, Nr. 2341, 2343, 2344, 2381, 2391, 2414).
1934 *Dicrocerus furcatus?* (Pia u. Sickenberg, Nr. 2079).
1934 *Dicrocerus furcatus* (Pia u. Sickenberg, Nr. 2083).
1934 *Dicrocerus „furcatus“* (Pia u. Sickenberg, Nr. 2084, 2088, 2089, 2109, 2127).
1934 *Dicrocerus „elegans“* (Pia u. Sickenberg, Nr. 2090).
1951 *Eotragus haplodon* (Thenius, p. 275).
1952 *Eotragus haplodon* (Thenius 1952 a, p. 93).

Materialliste: Da seit dem Jahre 1934 kein neues Material hinzugekommen ist, siehe die oben angeführten Nummern im Katalog von Pia u. Sickenberg (1934).

Diese Art ist durch Gebißreste und Knochenzapfen aus Göriach belegt. Da von diesem Fundpunkt keine weitere *Eotragus*-Art vor-

[3] Nach der Terminologie von Dietrich (1950, p. 7).

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

liegt, erscheint mir die Zusammengehörigkeit von Knochenzapfen und Gebißresten genügend gesichert.

Eotragus haplodon ist mit einer Sansan-Antilope identisch (s. Synonymliste). Reste dieser Art wurden aus der Steiermark bisher entweder mit Cerviden identifiziert (vgl. Thenius 1950, p. 114) oder mit *Eocerus cristatus* (= *Eotragus sansaniensis*) vereinigt. Die Art wurde durch H. v. Meyer (1846) auf isolierte Zähne begründet. Dieser Autor erkannte wohl die Unterschiede gegenüber den gleichzeitig existierenden Hirscharten, wie Fehlen des Paläomeryxwulstes der M inf., größere Hypsodontie der Backenzähne und einfacherer Bau der Loben, doch reihte er sie als eigene Art der Gattung *Cervus* ein. Da H. v. Meyer keine Abbildung gegeben hat und das Material vom Locus typicus, das ist Neudorf-Sandberg an der March (Děvinská Nová Ves; ČSR.), erst vor kurzem durch den Verfasser bearbeitet worden ist (1952 a), wird die wechselnde Beurteilung von „*Cervus*" *haplodon* in systematischer Hinsicht verständlich. Als erster weist Roger (1902) auf eine Identität mit Sansan-Antilopen hin. Da jedoch von Neudorf keine Knochenzapfen vorliegen, war eine endgültige Beurteilung dieser Art erst auf Grund des steirischen Materials möglich, indem aus Göriach neben Backenzähnen vom Typus des „*C.*" *haplodon* auch Knochenzapfen bekannt wurden.

Wenngleich aus Göriach Zähne und Knochenzapfen ebenfalls nur isoliert vorliegen, so ist meines Erachtens die Zusammengehörigkeit durch folgende Feststellung gesichert. Eine Durchsicht der aus dem österreichischen und schweizerischen Miozän bekanntgewordenen Knochenzapfen von *Eotragus* zeigte, daß die durch Lartet (1851) und Filhol (1891) auf drei verschiedene Arten bezogenen Reste von Sansan-Antilopen bloß die Ausscheidung von zwei Typen zuläßt. Für das Gebiß gilt das gleiche. Nun fand sich in Leoben bloß der eine Gebißtypus, in Göriach nur der andere. Und von beiden Lokalitäten sind Knochenzapfen bekanntgeworden, die zwei verschiedenen Typen entsprechen, d. h. sich morphologisch deutlich unterscheiden.

Da nun der Gebißtypus aus Neudorf an der March (Sandberg) vollkommen dem Göriacher entspricht, war es möglich, diese Art auch im Knochenzapfenbau entsprechend zu fassen. Auf Grund des Originalmaterials von Neudorf und der steirischen Reste komme ich zu folgender Diagnose:

Diagnose: Art der Gattung *Eotragus* mit brachyodonterem Gebiß als *E. sansaniensis*. Molaren mit Basalpfeilern, M und P inf. breiter als bei *E. sansaniensis*. P inf. länger. Knochenzapfen mit Vor- und Auswärtskrümmung. Vorder- und Hinterkante schwach

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

bis stark. Querschnitt annähernd rundlich-dreieckig bis länglich-oval. Die Knochenzapfen verjüngen sich meist rasch gegen die Spitze und divergieren etwas.

Beschreibung: Knochenzapfen (s. Abb. 1): Knochenzapfen dieser Art liegen mir aus Göriach und Gamlitz (Labitschberg) vor.

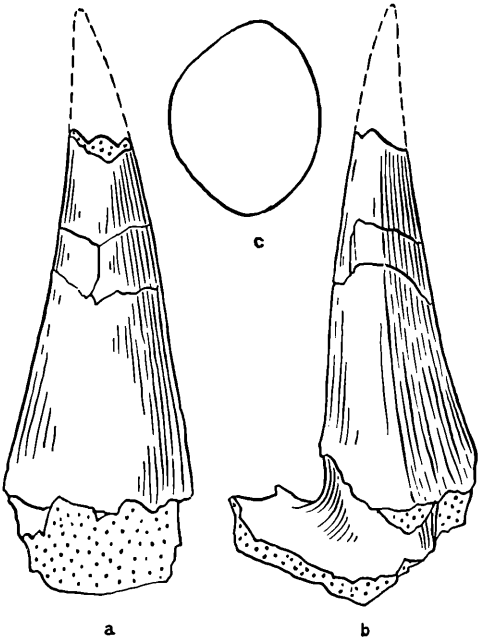

Abb. 1. *Eotragus haplodon* (H. v. M.). Knochenzapfen sin. aus Göriach. a) von außen, b) von vorne, c) basaler Querschnitt. Sammlung Joanneum Nr. 3677. 1/1 nat. Gr.

Sämtliche Knochenzapfen zeigen eine leichte Auswärtskrümmung[4], gelegentlich eine schwache Gegenkrümmung (vorwärts). Der Querschnitt wechselt vom breit gerundeten (Göriach) bis zum lateral komprimierten (Gamlitz). Vorne und hinten können ver-

[4] In der älteren Literatur (s. Depéret 1887, p. 253, 1892, p. 90) ist wiederholt der Versuch gemacht worden, einzelne der Sansan-Antilopen zur Gattung *Protragocerus* zu stellen. Dies ist schon dadurch unmöglich, als die Knochenzapfen bei *Eotragus* nach auswärts oder vorwärts gekrümmt sind, während sie bei *Protragocerus,* wie mir Stücke mit Frontalresten zeigen, nach einwärts gekrümmt sind und überdies eine Torsion zeigen, die den *Eotragus*-Arten völlig abgeht.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

schieden stark betonte Kiele ausgebildet sein. Im Profil gesehen, verjüngen sich die Knochenzapfen sehr rasch gegen die Spitze. Dementsprechend ist der Knochenzapfen selbst auch nicht sehr lang. Sie divergieren etwas, und ihr Längsdurchmesser ist schräg zur Schädellängsachse gestellt. Die Knochenzapfen sind nicht pneumatisiert. Die Stärke der Rugositäten variiert sehr, sie reichen relativ weit stirnwärts. Das Foramen supraorbitale ist an den mir vorliegenden Exemplaren nicht erhalten. Vielfach sind die Knochenzapfen nicht ganz bilateral symmetrisch aufgebaut, indem der Hinterrand steiler verläuft als der vordere. Der dorsale Orbitalrand springt nur schwach vor. Das Frontaldach ist, soweit erhalten (im Bereich zwischen den Knochenzapfen), weitgehend eben.

Nach den Fundpunkten beurteilt, verhalten sich die Knochenzapfen so, daß die Göriacher im Querschnitt rundlicher sind, die aus Gamlitz dagegen eine leichte laterale Kompression zeigen. Gleichzeitig ist auch die seitliche Auswärtskrümmung sehr gering, und die Knochenzapfen sind weitgehend gestreckt und etwas länger als die aus Göriach.

Leider ist das vorhandene Material zu gering, um diese Erscheinung richtig beurteilen zu lassen, d. h. ob es sich tatsächlich um fließende Übergänge handelt, wie auf Grund der Gebißreste anzunehmen ist (siehe unten). Demnach wäre die Entwicklung der Knochenzapfen von relativ kurzen, an der Basis sehr breiten, im Querschnitt weitgehend rundlichen, auswärts- und vorwärtsgekrümmten Knochenzapfen, zu längeren, basal nur wenig verbreiterten und gestreckten Typen mit lateral komprimiertem Querschnitt verlaufen. Bevor jedoch diese Reihe nicht lückenlos belegt ist und solange die einzelnen Typen von getrennten Fundorten nachgewiesen sind, halte ich die Trennung beider Arten, *Eotragus haplodon* und *E. sansaniensis*, aufrecht. Letztere ist die spezialisiertere, erstere die primitivere. Immerhin dürfte sich auch andernfalls eine subspezifische Abtrennung als zweckmäßig erweisen.

Gebiß: Analog verhalten sich die Zähne, die sich in typischer Ausprägung gut von *E. sansaniensis* unterscheiden lassen. Während nämlich die Gebißreste aus Göriach auf den ersten Blick von denen aus Leoben (= *Eotragus sansaniensis*) zu trennen sind, zeigen die aus Gamlitz bereits deutliche Anklänge an die Leobener bzw. sind von diesen manchmal kaum zu trennen. Auch die leider nicht im Verband mit Knochenzapfen vorliegenden Gebißreste aus Sansan zeigen Übergänge. Während jedoch an diesem französischen Fundort beide Typen vorkommen, ist die Entwicklungshöhe der steirischen „Populationen“ jeweils um einen Grad verschieden,

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

indem die primitivsten Formen aus Göriach, die spezialisiertesten und hier als *E. sansaniensis* unterschiedenen aus Leoben vorliegen.

Mandibulargebiß: Den schwach hypsodonten (neobrachyodonten) Molaren fehlt der für die meisten miozänen Cerviden charakteristische Paläomeryxwulst. Dies und die etwas geringere

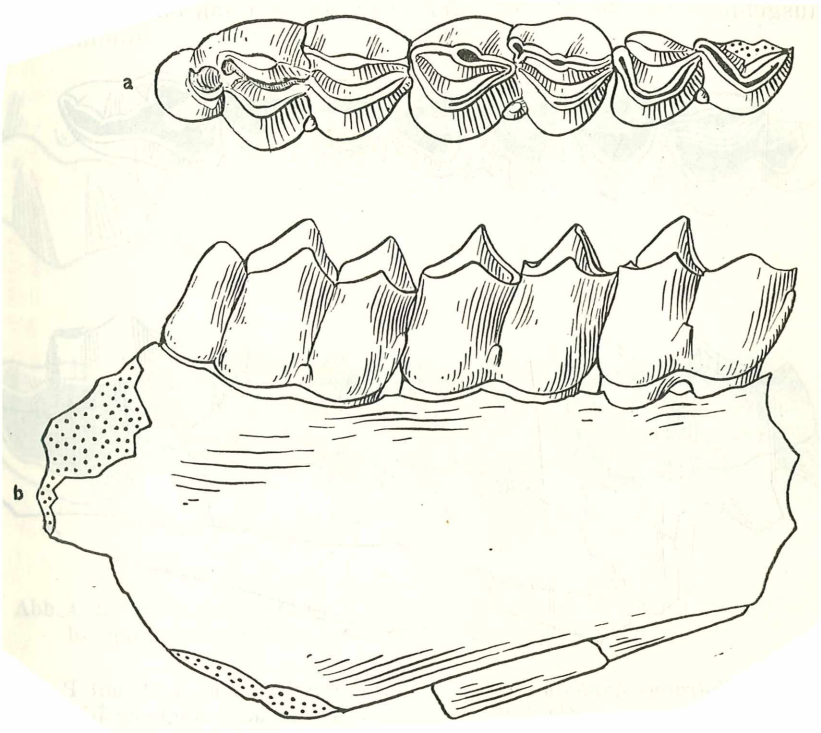

Abb. 2. *Eotragus haplodon* (H. v. M.). Mandibelfragment mit M_{1-3} aus Göriach. a) von der Kaufläche, b) von außen. Sammlung Joanneum. $^2/_1$ nat. Gr.

Brachyodontie bilden die wesentlichsten Unterschiede gegenüber den Cerviden, wie sie durch *Heteroprox larteti* und *Euprox furcatus* dimensionell entsprechen. Die Innenwand ist typisch cervin gebaut, d. h. die Innenhälften sind kulissenartig gegeneinander verstellt. An unabgekauten Zähnen ist die pfeilerartige Ausgliederung besonders stark (s. Abb. 2). Wie jedoch auch stark usurierte Zähne erkennen lassen, reicht die cervine Innenwandstellung bis

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

zur Basis (s. Abb. 3). Außen sind Basalhöcker entwickelt. Die Schmelzoberfläche ist weniger gerunzelt als bei den Muntjacinen. Die Marken sind entsprechend der geringeren Brachyodontie tiefer als bei diesen, aber seichter als bei *E. sansaniensis*. Das Talonid des M_3 ist einer gewissen Variabilität unterworfen, indem dieses lingual völlig oder nur teilweise geschlossen und trichterförmig ausgebildet ist. Bei *E. sansaniensis* ist dieses offen oder nur basal

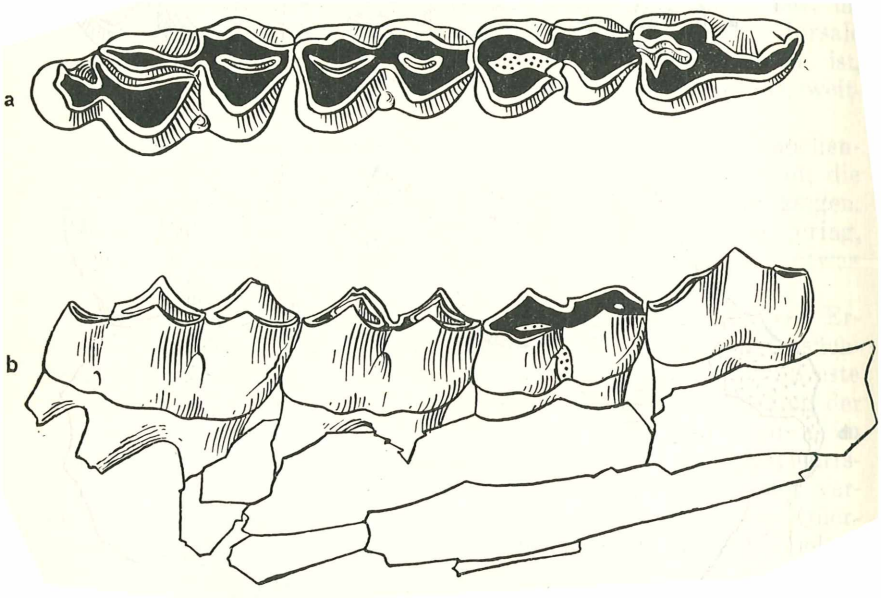

Abb. 3. *Eotragus haplodon* (H. v. M.). Mandibelfragment dext. mit P_4—M_3 aus Göriach. a) von der Kaufläche, b) von außen. Sammlung Joanneum Nr. 1573. $^2/_1$ nat. Gr.

geschlossen (s. Abb. 2, 3 u. 8). Auch die Verbindung mit dem Mittellobus weicht etwas von *E. sansaniensis* ab, indem der Hinterarm des Mittellobus nicht direkt an die Außenwand heranreicht, sondern etwas unterbrochen ist, wie der unabgekaute M_3 aus Göriach erkennen läßt. Die Molaren sind, verglichen mit *E. sansaniensis*, relativ breiter. Diese Erscheinung ist an den P inf. noch stärker ausgeprägt (vgl. Maßtabelle), die auch durch ihre relative Länge einen durchaus cervinen Eindruck erwecken. Die Innenloben sind verschieden ausgebildet, indem am P_4 in der caudalen

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Hälfte eine Innenwand ausgebildet sein kann (s. Abb. 3), die vom Haupthöcker ausgeht. Bei Exemplaren aus Gamlitz fehlt diese Innenwand, dafür springen das mittlere und rückwärtige Joch weit vor, ohne daß sich jedoch der vom Haupthöcker ausgehende Teil lingual gabelt, wie dies bei *E. sansaniensis* der Fall ist (s. Abb. 8). Der P_2 ist einfach gebaut, im Umriß schmal dreieckig und mit Sagittalkanten versehen. Der Haupthöcker liegt ungefähr in Zahnmitte. Sämtliche Unterkieferzähne sind zweiwurzelig.

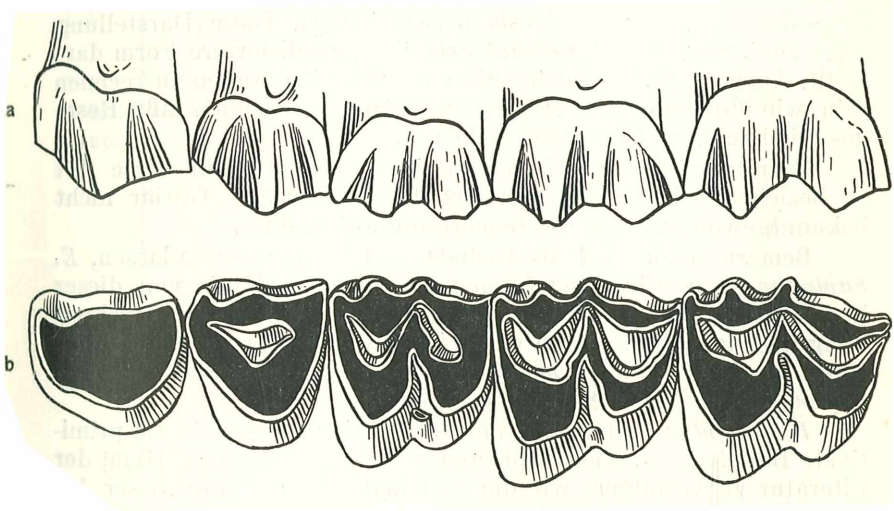

Abb. 4. *Eotragus haplodon* (H. v. M.). P^3—M^3 sin. aus Göriach. a) von außen, b) von der Kaufläche. Sammlung Joanneum Nr. 1421. $^2/_1$ nat. Gr.

Milchgebiß: Von diesem liegt mir bloß der D_4 vor. Dieser, bei Pia u. Sickenberg (Nr. 2109) sub *Dicrocerus „furcatus"* angeführte Zahn unterscheidet sich von dieser Art durch das Fehlen des Paläomeryxwulstes und durch die glatte Schmelzoberfläche. Diese beiden Merkmale bilden praktisch die einzigen greifbaren Unterschiede gegenüber *Heteroprox* und anderen Cerviden. Bloß der hintere Lobus des Göriacher Zahnes ist knapp breiter als bei *Heteroprox larteti* (L : B — 13,3 : 6,0 gegenüber 13,1 : 5,4 bei *H. larteti* aus Leoben).

Maxillargebiß: Das Maxillargebiß ist im abgekauten Zustand kaum von dem von Cerviden zu unterscheiden. Es ist daher nicht verwunderlich, daß derartige Reste in der steirischen Literatur

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

immer wieder auf Cerviden, meist auf *Euprox furcatus*, bezogen wurden[5]. Dennoch lassen sich Differenzen erkennen, die an den Molaren die glatte Schmelzoberfläche, das Fehlen eines Innencingulums und die tieferen Marken betreffen. Die P sind relativ plump, der P^4 länger als bei *E. sansaniensis*. Weitere Unterschiede gegenüber dieser Art liegen in dem Auftreten von lingualen Basalwarzen und den stärker divergierenden Seitenwänden (vgl. Abb. 4 und 7). Der besseren Übersicht halber habe ich die Gebißmerkmale in einer Tabelle (siehe diese) zusammengefaßt, die Cerviden, *E. haplodon* und *E. sansaniensis* berücksichtigt. Diese Darstellung zeigt eindeutig, daß *E. sansaniensis* die spezialisiertere Form darstellt. Auch im O.-Kf.-Milchgebiß wird mit Übergängen zu rechnen sein, wie unter anderem Material aus Sansan erkennen läßt. Reste des Milchgebisses liegen mir nicht vor.

Extremitätenreste: Extremitätenknochen, die auf diese Art zu beziehen wären, sind mir aus dem steirischen Tertiär nicht bekanntgeworden (vgl. die Bemerkung auf S. 429).

Bemerkungen: Auf die Gründe, welche mich veranlassen, *E. haplodon* trotz Übergangsformen zu *E. sansaniensis* von dieser Form abzutrennen, wurde bereits verwiesen. Wie aus der Beschreibung und den Abbildungen von Filhol (1891) hervorgeht, fallen *Antilope clavata* und *A. martiniana* in die Synonymie von *Cervus haplodon*, welchem die Priorität gebührt.

E. haplodon bildet nach unserer heutigen Kenntnis die primitivste Bovidenform überhaupt, und es ist interessant, an Hand der Literatur zu verfolgen, wie die systematische Stellung dieser Art im Laufe der Zeit wechselte.

Wie schon eingangs erwähnt, halte ich in Anbetracht der phylogenetischen Bedeutung dieser Gattung als Stammform geologisch jüngerer Boviden eine Abtrennung als eigene Untergruppe (Tribus) für angebracht.

Ist unsere Vorstellung vom Aussehen dieser Formen entsprechend den Fossilfunden noch reichlich lückenhaft, so lassen die vorhandenen Reste immerhin erkennen, daß es sich um im Habitus an die afrikanischen Duckerantilopen (Cephalophinae) erinnernde, kleine „Buschschlüpfer" gehandelt hat. Diese Cephalophinae sind in mehrfacher Hinsicht primitiv gebliebene Waldantilopen. Mit dieser habituellen Ähnlichkeit ist noch nichts über genetische Beziehungen zu dieser Gruppe ausgesagt.

[5] Wie ich bereits an anderer Stelle betonen konnte (1950, p. 114) gehören die auf diese Art bezogenen Reste des steirischen Tertiärs zu *Eotragus* oder *Heteroprox larteti*.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Tabelle.

	Cerviden	*Eotragus haplodon*	*E. sansaniensis*
M sup.	brachyodont	schwach neobrachyodont	stärker neobrachyodont
	Schmelzoberfläche stark gerunzelt	Schmelzoberfläche schwach gerunzelt bis glatt	
	Innencingulum deutlich	basale Verdickung	keine Basalverdickung
	Basalpfeiler vorhanden		Basalpfeiler fehlen
	Marken seicht	Marken tiefer	
	Seitenwände divergieren		Seitenwände parallel
	Para- und Mesostyl kräftig		Para- und Mesostyl schwächer
	Innensporn vorhanden	kein Innensporn	
M inf.	breiter		schmäler
	brachyodont	neobrachyodont	
	Innenwand typisch cervin		Innenwand zum Teil cervin
	Marken seicht	Marken tiefer	
	Basalelemente deutlich	Basalelemente schwach	Basalelemente fehlend
	mit Paläomeryxwulst	ohne Paläomeryxwulst	
	vordere Innenrippe deutlich	vordere Innenrippe schwach	
D_4	brachyodont	neobrachyodont	
	mit Paläomeryxwulst	ohne Paläomeryxwulst	

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Maßtabelle *(Eotragus haplodon)*.

Sämtliche Maße in Millimetern.

Knochenzapfen	Göriach		Gamlitz			Sansan	
	I	II	I	II	III	I	II
Basale Länge	25,6	24,6	27,7	23,0	27,2	25,3	25,3
„ Breite	20,6	19,1	18,0	17,0	17,3	19,2	18,0
Distale Länge	13,1	10,7	10,4	10,2	17,0	10,9	13,5
Breite	11,4	9,5	7,8	7,8	11,8	9,0	10,6

	P^2	P^3	P^4	M^1	M^2	M^3	Fundort
L	—	9,5	8,1	11,3	12,4	12,2	Göriach
B	—	ca. 7,0	—	ca. 13,5	14,8	13,8	
L	—	11,0	9,5	11,0	12,5	13,5	Göriach
B	—	10,0	11,3	13,0	13,6	13,5	

	P_2	P_3	P_4	M_1	M_2	M_3	D_4	Fundort
L	7,2	9,3	10,6	10,2	11,2	15,5	—	Gamlitz
B	3,5	4,9	5,6	7,5	8,6	8,8	—	
L	—	10,7	12,0	10,5	12,0	16,4	13,3	Göriach
B	—	6,2	7,3	7,8	8,9	9,1	6,0	
L	—	—	—	11,4	12,8	15,0	—	Göriach
B	—	—	—	—	9,4	8,8	—	

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Eotragus sansaniensis (Lartet) 1851 (Abb. 5—10).

1851 *Antilope sansaniensis* (Lartet, p. 36).
1873 *Antilope cristata* (Biedermann, p. 14, Taf. VIII, IX, Fig. 1—4).
1887 *Protragocerus sansaniensis* (Depéret, p. 253).
1892 *Protragocerus sansaniensis* (Depéret, p. 90).
1891 *Antilope sansaniensis* (Filhol, p. 289, Taf. XLI, Fig. 11).
1898 *Antilope* cfr. *sansaniensis* (Redlich, p. 457).
1905 *Antilope cristata* (Hofmann u. Zdarsky, p. 589, Taf. XV, Fig. 18—20, XVI, 1—26).
1906 *Antilope cristata* (Redlich, p. 173).
1908 *Antilope cristata* (Bach, p. 80) p. p.
1909 *Antilope cristata* (Zdarsky, p. 276, Taf. VIII, Fig. 13—17, 19, 20) non 18.
1934 *Eocerus cristatus* (Pia u. Sickenberg, Nr. 2342, 2345, 2346, 2364 bis 2372, 2374—2380, 2382, 2384—2386, 2388—2397, 2403—2406, 2409 bis 2414, 2422, 2423, 2429—2431, 2438, 2439, 2443—2445, 2447, 2450, 2454, 2458, 2461—2463).
1951 *Eotragus sansaniensis* (Thenius, p. 275).

Materialliste: Hier gilt dasselbe wie für *E. haplodon* (s. S. 411).

Die zweite, von *E. haplodon* verschiedene Art ist *E. sansaniensis*. Sie ist aus der Steiermark in typischer Form durch Gebißreste und Knochenzapfen bisher nur aus Leoben bekanntgeworden. Die Gamlitzer Materialien zeigen zum Teil wohl eine gewisse Ähnlichkeit, doch verhalten sie sich etwas primitiver (vgl. S. 414).

Wie die Synonymliste erkennen läßt, wurden steirische Reste bereits 1898 durch Redlich mit einer Sansan-Art identifiziert, später jedoch vom gleichen Autor auf Grund der Hofmann-Zdarskyschen Bestimmungen als *Eocerus cristatus* bezeichnet, mit der *E. sansaniensis* nach meinen Untersuchungen zu identifizieren ist. Wie schon bei Besprechung von *E. haplodon* auseinandergesetzt, lag die Schwierigkeit der Bearbeitung vor allem darin, Differentialdiagnosen für die einzelnen *Eotragus*-Arten zu geben, in der Zuordnung der nur isoliert vorliegenden Knochenzapfen zu bestimmten Gebißtypen. In dieser Hinsicht bot das steirische Material auch für *E. sansaniensis* den Schlüssel, indem *E. sansaniensis* durch Gebiß und Knochenzapfen in Leoben nachgewiesen ist, das bisher kein Rest von *E. haplodon* geliefert hat[6].

Somit bleiben von den fünf bzw. sechs durch Schlosser (1923, p. 593) unterschiedenen *Eocercus-* (= *Eotragus-*) Arten: *E. sansaniensis, E. martiniana, E. clavata, E. cristatus* und *E. haplo-*

[6] Der durch Zdarsky (1909, Taf. VIII, Fig. 21, 22) und Abel (1922) abgebildete und von mir in der vorläufigen Mitteilung über die Boviden des Wiener Jungtertiärs (1951, p. 276) noch auf *E. clavata* (= *E. haplodon*) bezogene „Knochenzapfen" vom gleichen Fundort, läßt es sehr fraglich erscheinen, darin überhaupt einen Knochenzapfen zu erblicken.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

don bzw. *lunatus*[7] nur zwei, nämlich *E. sansaniensis* und *E. haplodon*, übrig, die sich sowohl im Knochenzapfen als auch im Gebiß unterscheiden. Wie weit sich diese Unterschiede auch auf die Extremitäten erstrecken, ist mangels an Material derzeit nicht zu entscheiden. Immerhin ist auf Grund einiger weniger fragmentärer Stücke durchaus damit zu rechnen, daß auch hier Unterschiede vorhanden sind, die eine artliche Trennung gestatten. Die Unterschiede zwischen den beiden Arten beziehen sich, soweit sie das Gebiß betreffen, auf die verschiedene Spezialisationshöhe, die ihren Ausdruck im verschieden starken Grad der Hypsodontie der Zähne findet. In der Tabelle auf Seite 419 sind die wesentlichsten Merkmale beider Formen übersichtlich gegenübergestellt. Der Bau der Knochenzapfen läßt eine derartige Beziehung zur Umwelt nicht unmittelbar erkennen. Jedenfalls stehen die erwähnten Differenzen im Gebiß in engstem Zusammenhang mit dem Lebensraum[8], und es ist interessant, wie sich diese aus morphologischen Merkmalen am Organismus erschlossene Umwelt auch an Hand anderer Kriterien bestätigt.

Die aus der Steiermark vorliegenden Reste von *E. sansaniensis* sind in der jüngeren Literatur stets als *Eocerus cristatus* bezeichnet worden, einer im Jahre 1873 durch Biedermann aus dem Vindobonien von Veltheim (Schweiz) beschriebenen Antilope. Diese Antilope ist, wie vergleichende Untersuchungen am Originalmaterial im Naturhistorischen Museum Basel[9] zeigten, mit einer der Sansan-Antilopen identisch und ist durch die relativ hochkronigen Zähne sowie durch gestreckte, lateral komprimierte und basal nur schwach verbreiterte Knochenzapfen charakterisiert. Die Zusammengehörigkeit von Zahnresten und Knochenzapfen wird durch dieses Vorkommen, von wo keine weitere *Eotragus*-Art vorliegt, bestätigt. Von Sansan ist, wie bekannt, auch die zweite Form beschrieben, so daß eine sichere Zuordnung bloß auf Grund des von dieser Fundstelle stammenden Materials nicht möglich war.

Durch den Nachweis, daß *Antilope cristata* mit *A. sansaniensis* ident ist, ist *A. cristata* als Synonym zu *A. sansaniensis* einzuziehen. Die Art ist als *Eotragus sansaniensis* (Lart.) zu be-

[7] Die Art „*Cervus*" *lunatus* gehört nach den Untersuchungen Stehlins zur Gattung *Amphimoschus*.

[8] Ohne daß damit etwas über die Entstehungsursache derselben ausgesagt sei.

[9] Herrn Dr. J. Hürzeler, Osteologische Abteilung des Naturhistorischen Museums Basel, danke ich für die freundliche Vermittlung des aus dem Museum zu Winterthur stammenden Originalmaterials zu *Antilope cristata*, Herrn Dr. S. Schaub für den Arbeitsplatz am Museum in Basel.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

zeichnen, und als (Lecto-) Typus wäre der bei Filhol (1891, Taf. XLI, Fig. 11) abgebildete Knochenzapfen zu betrachten.

Diagnose: Art der Gattung *Eotragus* mit nahezu mesodontem Gebiß. M sup. ohne Basalpfeiler. M inf. schmäler, P inf. außerdem kürzer als bei *E. haplodon.* Knochenzapfen gestreckt, lateral ziemlich komprimiert, jedoch ohne sagittale Kantenbildung. In der Regel länger als bei *E. haplodon*; etwas divergierend.

Beschreibung: Knochenzapfen: Diese liegen in größerer Zahl in meist stärker beschädigtem und isoliertem Zustand vor (siehe

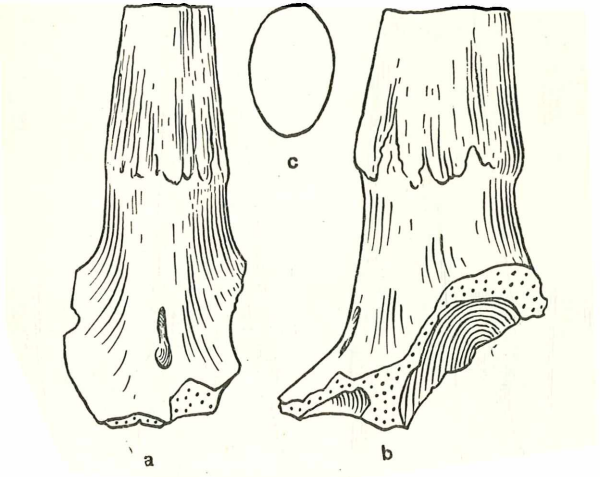

Abb. 5. *Eotragus sansaniensis* (Lartet). Knochenzapfen sin. aus Leoben. a) von vorne, b) von außen, c) Querschnitt an der distalen Bruchfläche. Sammlung Joanneum. $^1/_1$ nat. Gr.

Abb. 5). Letzterer Umstand verhindert eine einwandfreie Fixierung der natürlichen Stellung am lebenden Tier. Bloß ein allerdings stark verdrücktes und beschädigtes Schädelfragment läßt die Knochenzapfenbasen erkennen und spricht für eine schräg nach rückwärts geneigte Stellung der über der Orbita eingepflanzten Knochenzapfen, die jedoch nicht den für die rezenten *Cephalophus*-Arten charakteristischen Grad erreicht. Die in ihrem Querschnitt ovalen Knochenzapfen verjüngen sich gleichmäßig gegen die Spitze. Der mit Rugositäten bedeckte Zapfen ist gestreckt und läßt eine Kantenbildung vermissen. Eine Torsion fehlt ebenfalls. Die Knochenzapfen sind nicht pneumatisiert; vorne, ungefähr in Knochenzapfenmitte, befindet sich am Ansatz desselben ein bis-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

weilen zweiteiliges Foramen supraorbitale. Der dorsale Orbitalrand springt nur mäßig vor. Die beiden Knochenzapfen divergieren etwas, und die Achse des Längsdurchmessers ist schräg zur Schädellängsachse gestellt. Der Grad der seitlichen Kompression schwankt etwas. Die Breitenzunahme gegen die Basis ist gering. Die Rugositäten setzen im Gegensatz zu *E. haplodon* erst in einiger

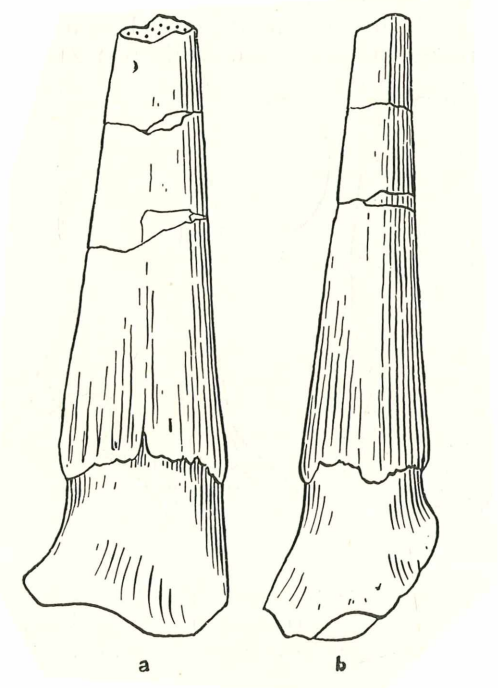

Abb. 6. *Eotragus sansaniensis* (Lartet). Knochenzapfen sin. aus Locle (Schweiz). a) von außen, b) von vorne. Geol. Sammlung Neuchâtel. $^1/_1$ nat. Gr.

Entfernung vom dorsalen Orbitalrand bzw. der Stirnfläche an. Da die steirischen Reste meist nur den basalen Abschnitt umfassen, bilde ich ein etwas vollständigeres Exemplar aus dem schweizerischen Vindobonien ab (s. Abb. 6).

Maxillargebiß (s. Abb. 7): Die Ausbildung einzelner Merkmale ist gewissen Schwankungen unterworfen, so daß in manchen Fällen eine Unterscheidung von *E. haplodon* nur sehr schwer durchzuführen ist. Das wesentlichste Kennzeichen liegt in der stärkeren Hypsodontie. Durchschnittlich bleiben die Gebißmaße von *E. san-*

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

saniensis etwas hinter denen von *E. haplodon* zurück. Der P^3 unterscheidet sich von *E. haplodon* durch geringere Breite und schärferes Hervortreten der Para- und Mesostylfalten. Der P^4 ist dagegen in antero-posteriorer Richtung stärker komprimiert. Die Molaren sind vor allem durch die basal schmäleren Außenpfeiler an den besonders an M^2 und M^3 weitgehend parallelen Seitenwänden gekennzeichnet (vgl. Abb. 7 u. 4). Entsprechend der Hochkronigkeit der Zähne sind die Marken relativ tiefer als bei *E. haplodon*. Die Schmelzoberfläche ist nur ganz schwach gerunzelt.

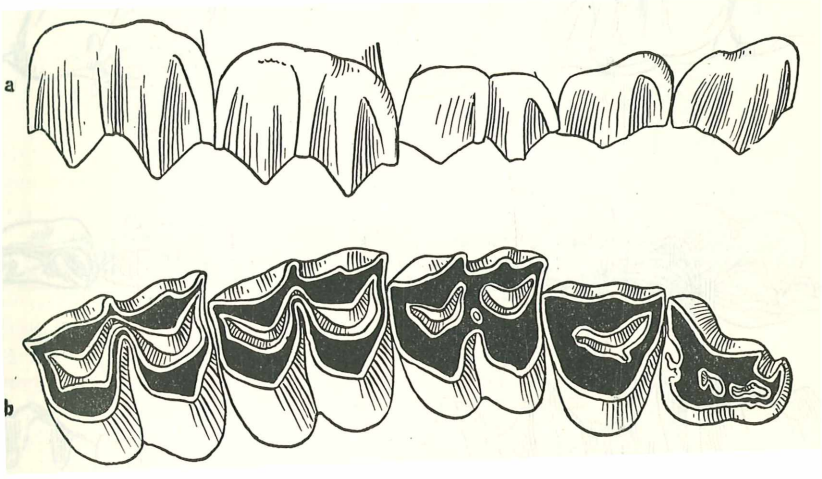

Abb. 7. *Eotragus sansaniensis* (Lartet). P^3—M^3 dext. aus Leoben. a) von außen, b) von der Kaufläche. Paläont. Inst. d. Univ. Wien. $^2/_1$ nat. Gr.

Mandibulargebiß (s. Abb. 8—10): Die P sind nach dem von Cerviden bekannten Schema gebaut und besitzen keine Innenwand. Der P_2 ist einspitzig, seitlich stark komprimiert. Der P_3 erreicht im hinteren Drittel seine größte Breite. Von der ungefähr in Zahnmitte gelegenen Hauptspitze verläuft ein Kamm zum Paraconid, einer etwas schräg zum Metaconid und ein Caudalkamm, dessen beide Innenkanten lingual miteinander verschmelzen. Der P_4 ist ähnlich gebaut, doch verschmelzen beide Lingualarme erst später miteinander, und das Metaconid gabelt sich und besitzt einen nach vorne gerichteten Fortsatz. Eine kontinuierliche Innenwand fehlt. Die Molaren sind deutlich hochkronig (fast mesodont), ein Paläomeryxwulst fehlt, dagegen ist die Innenwand nicht glatt und einheitlich, sondern cervin. Allerdings reicht diese Kulissenstellung nicht wie bei *E. haplodon* bis an die Basis der Zähne.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Außen befindet sich am Ausgang des Quertales bei allen Molaren eine Basalwarze. Der Grad der Hochkronigkeit schwankt etwas. Außerdem empfiehlt es sich, zur Feststellung der tatsächlichen Hypsodontie nur unabgekaute zu verwenden. Eine gewisse Variabilität läßt auch hier das Talonid des M_3 erkennen, das lingual

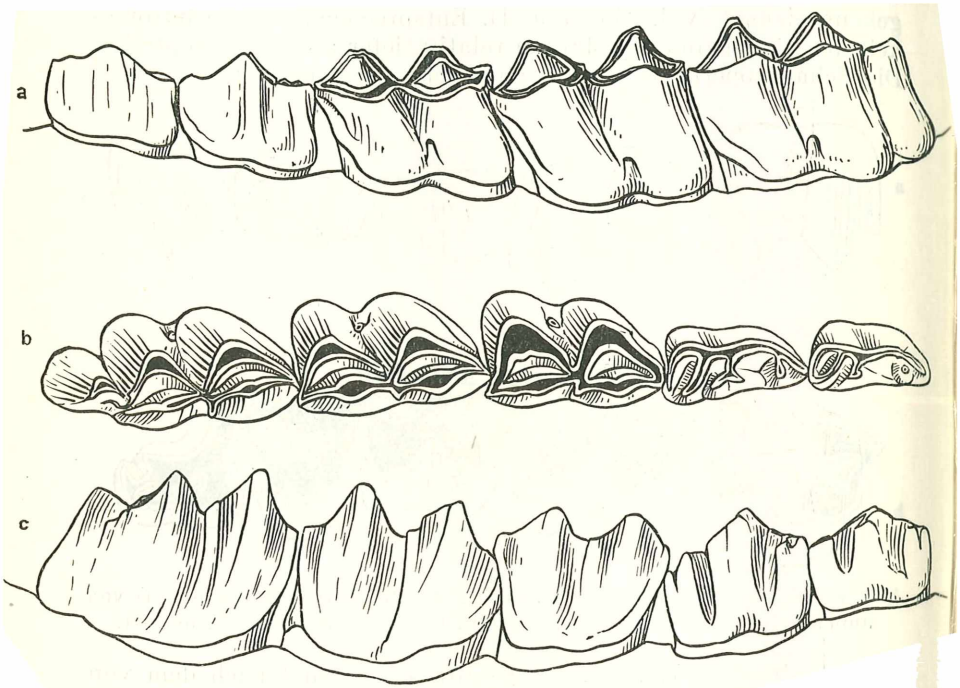

Abb. 8. *Eotragus sansaniensis* (Lartet). P_3—M_3 sin. aus Leoben. a) von außen, b) von der Kaufläche, c) von innen. Paläont. Inst. d. Univ. Wien. $^2/_1$ nat. Gr.

manchmal basal geschlossen (s. Abb. 9), manchmal ganz offen ist (s. Abb. 10). Wenngleich auch diesem Merkmal infolge der Variabilität keine besondere Bedeutung beigemessen werden darf, so ist doch gegenüber *E. haplodon* ein fortschrittlicheres Verhalten unverkennbar. In Verbindung mit dem etwas hochkronigeren Bau sind die Mandibularmolaren relativ schmäler, was hauptsächlich auf die lateral stärker komprimierten Innen„höcker" zurückzuführen ist (vgl. Maßtabelle).

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

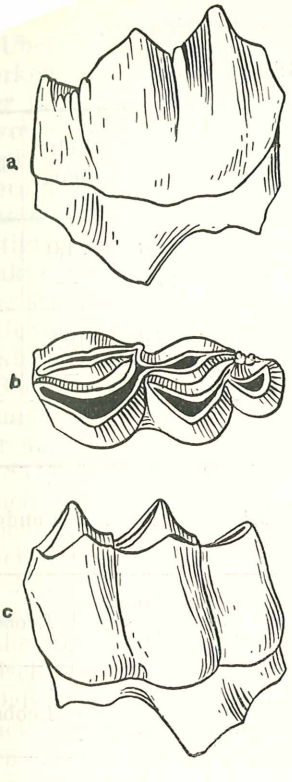

Abb. 9.

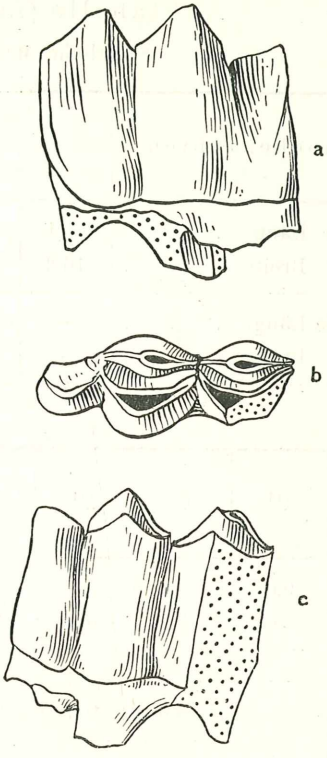

Abb. 10.

Abb. 9. *Eotragus sansaniensis* (Lartet). M_3 sin. aus Leoben. a) von innen, b) von der Kaufläche, c) von außen. Sammlung Joanneum. $^2/_1$ nat. Gr.

Abb. 10. *Eotragus sansaniensis* (Lartet). M_3 dext. aus Leoben. a) von innen, b) von der Kaufläche, c) von außen. Sammlung Joanneum, $^2/_1$ nat. Gr.

Extremitäten: Die übrigen Reste (mehr oder weniger fragmentäre Gliedmaßenknochen) lassen keine systematisch verwertbaren Aussagen zu. Sie finden sich bei Zdarsky (1909) und Hofmann u. Zdarsky (1904) abgebildet. Allerdings ist die Zugehörigkeit zu *E. sansaniensis* für den bei Zdarsky (1909, Taf. VIII, Fig. 18) abgebildeten Astragalus durchaus nicht sicher, denn dieser ist bei *Eotragus* viel breiter (vgl. Pia u. Sickenberg, Nr. 2447), wie schon die bei Hofmann u. Zdarsky (1905, Taf. XVI, Fig. 23—25) abgebildeten Tibien erkennen lassen.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Maßtabelle *(Eotragus sansaniensis).*

Sämtliche Maße in Millimetern.

Knochenzapfen	Leoben I	Leoben II	Leoben III	Locle	Velt-heim	Sansan
Basale Länge	23,1	23,0	21,0	22,0	21,0	20,0
„ Breite	16,2	16,5	16,0	17,3	—	14,0
Distale Länge	—	—	—	12,0	10,8	—
Breite	—	—	—	9,1	—	—

	P^2	P^3	P^4	M^1	M^2	M^3	Fundort
L	9,0	10,0	8,5	10,0	12,0	13,0	Leoben
B	7,0	9,0	10,0	13,0	14,0	14,0	
L	—	9,9	8,3	10,4	12,0	12,8	Leoben
B	—	8,9	10,3	11,8	13,9	13,9	

	P_2	P_3	P_4	M_1	M_2	M_3	Fundort
L	—	9,1	9,1	10,4	11,3	15,2	Leoben
B	—	4,6	5,7	7,0	8,2	8,0	
L	6,2	—	—	—	—	15,0 15,6	Leoben
B	4,1	—	—	—	—	7,5 7,5	
L	7,2	9,4	10,0	10,3	11,1	17,6	Leoben
B	3,5	4,8	5,7	7,3	8,4	8,8	

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Über das Extremitätenskelett dieser Art ist sonst nur zu bemerken, daß die distalen Gelenkkiele der Metapodien caudal weiter proximad reichen, wodurch sie sich bereits dadurch deutlich von Cervidenmetapodien und von *E. haplodon* unterscheiden. Diese Feststellung stützt sich allerdings nicht auf steirische Reste, sondern auf Material aus dem Wiener Becken (Au bei Loretto .... *E. sansaniensis*; Neudorf-Sandberg ..... *E. haplodon*). Somit bestätigt auch dieses Merkmal neuerlich den etwas primitiveren Charakter von *E. haplodon*, indem die Extremitäten von *E. sansaniensis* stärker dem Laufen angepaßt sind als die von *E. haplodon*. Die Herausarbeitung weiterer Unterschiede muß leider mangels an Material unterbleiben.

Bemerkungen: Ergänzend zu den eingangs erfolgten Ausführungen sei bemerkt, daß *E. sansaniensis* aus der Steiermark bisher nur aus Leoben bekanntgeworden ist. Weitere Fundstellen sind: Sansan, Locle, Veltheim und Mannersdorf am Leithagebirge. Fraglich ist das Vorkommen in La Grive-St.-Alban. Während sämtliche dieser Fundstellen dem Vindobonien, und zwar hauptsächlich dem jüngeren Vindobonien, angehören, ist interessanterweise durch Stehlin (1907) aus dem Burdigal von Artenay eine *Eotragus*-Art signalisiert worden, die morphologisch *E. sansaniensis* nähersteht als *E. haplodon*. Auf das Vorkommen dieser phylogenetisch bemerkenswerten Form komme ich noch zurück.

Daß übrigens die Hypsodontie der Zähne nur relativ und in Hinblick auf gleichzeitig existierende Selenodontier bewertet werden darf, zeigt beispielsweise das Gebiß des rezenten Rehes *(Capreolus capreolus)*, dessen Molarenhochkronigkeit weitgehend der von *E. sansaniensis* entspricht. Verglichen mit zeitgleichen Cerviden ist das Gebiß von *E. sansaniensis* jedoch stark spezialisiert.

Man sieht daraus, wie sehr die jeweilige Entwicklungshöhe einer ganzen systematischen Einheit, das heißt eines ganzen Stammes, bei Beurteilung der systematischen und phylogenetischen Stellung einer Art berücksichtigt werden muß.

Genus: *Tragocerus* Gaudry 1861.
Tragocerus sp. (Abb. 11).

1908 *Tragocerus amaltheus* Roth (Bach, p. 81).
1934 *Tragocerus amaltheus* (Pia u. Sickenberg, Nr. 2335).
1934 Cervide indet. (Pia u. Sickenberg, Nr. 2252).
1939 *Tragocerus amaltheus* (Hübl, p. 53).

Materialliste: Schädelfragment mit Knochenzapfen, Maxillare dext. mit P^4-Fragment, P^2 und P^3; Maxillare sin. mit P^4, M^1 und

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

M-Fragmenten; Mand. sin. et dext. mit P_2—M_3; 2.—7. Cervicalwirbel, Thoracalwirbel, Sacrum, Rippen, 2 Humeri prox. und distal; 2 Radii und Ulnae, 1 Femur, 2 Tibiae, 1 Mc III—IV, 3 Carpalia, 1 Calcaneus, 1 Astragalus, 2 Phal. I, 2 Phal. II, 1 Phal. III (Tiefernitzgraben), M_{1-2} (Laßnitztunnel).

Diese Art ist durch zwei Funde belegt, von denen der eine wohl zahlreiche Elemente des Skeletts umfaßt, die jedoch durch den schlechten Erhaltungszustand (stark verdrückt) und die Art der Montage (die Reste sind entsprechend dem natürlichen Verband fest in einen Sockel eingelassen, der ein Herauslösen und damit ein exaktes Messen unmöglich macht) für eine Untersuchung weitgehend ungeeignet erscheinen.

Immerhin konnten trotz dieser ungünstigen Umstände zahlreiche Anhaltspunkte für die Beurteilung dieser Form gewonnen werden, deren Auftreten aus tiergeographischen Gründen recht interessant ist.

Beschreibung: Die vorliegenden Schädelfragmente sind stark beschädigt und verquetscht. Die Knochenzapfen sind bis auf die distalen Abschnitte vollständig erhalten. Sie zeigen die für *Tragocerus* in der Regel charakteristische leichte Rückwärtskrümmung und den lateral komprimierten, dreieckigen basalen Querschnitt. Die Knochenzapfen selbst sind stark liegend eingepflanzt und divergieren etwas. Die Oberfläche spricht für ein erwachsenes Individuum[10]. Ob die Basis pneumatisch ist, läßt sich nicht mit Sicherheit sagen, ist aber wahrscheinlich, da der Knochenzapfen basal eingedrückt ist. Der distale Abschnitt ist gleichfalls lateral komprimiert. Ein caudaler Kiel erscheint schwach angedeutet, dürfte jedoch auf Verquetschung zurückzuführen sein. Eine Torsion läßt sich nicht feststellen. Die Rugositäten reichen vorne bis auf die Stirnfläche, wie dies für die Tragocerinen typisch ist. Die Orbitalränder springen relativ schwach vor. Median zwischen den Knochenzapfen ist ein Frontalwulst kaum zu beobachten.

Gebiß: Maxillarzähne: P^4: Der Zahn ist breiter als lang, besitzt drei Wurzeln und ist außen mit einem kräftigen Parastyl, einem breiten Mittelwulst und einem Metastyl ausgestattet. Der stärker abgekaute Zahn zeigt die Innenmarke, in die von caudal ein Sporn vorspringt. P^3: Der gleichfalls dreiwurzelige Zahn ist länger als breit und zeigt außen einen tiefen Einschnitt zwischen Haupthöcker und Parastyl. Eine (zweiteilige) Marke tritt bloß vorne innen auf. P^2: Der Zahn ist zweiwurzelig und ähnlich dem P^3 gebaut. Außen ist median eine Eindellung vorhanden. Das

[10] Die Vorderkante verläuft gleichmäßig gekrümmt und zeigt keinerlei Stufen.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Parastyl ist als Kante entwickelt. Vorne innen ist ein Basalband entwickelt. Von den Molaren sind bloß Wurzeln bzw. Kronenfragmente erhalten, die eine Beschreibung nicht zulassen. Mandibularzähne (s. Abb. 11): Von diesen sind die Backenzähne vollständig erhalten. Sie sind besonders in der Molarenregion stark abgekaut. Der relativ kurze und breite P_2 ist wie auch die übrigen Backenzähne zweiwurzelig. Der Umriß ist gerundet dreieckig. Eine Sagittalkante verläuft in der Medianen, um sich caudal zu spalten. Vorne ist ein kleines Parastyl angedeutet. P_3 und P_4 gleichen

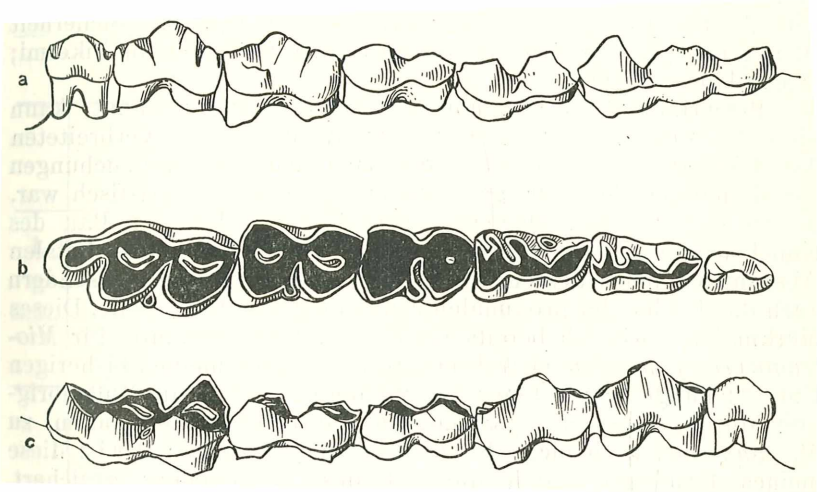

Abb. 11. *Tragocerus* sp. P_2—M_3 sin. von Tiefernitzgraben. a) von innen, b) von der Kaufläche, c) von außen. Sammlung Joanneum. $^1/_1$ nat. Gr.

einander und bestehen aus dem Haupthöcker, an den sich vorne die etwas abgewinkelte Paraconidklinge, lingual ein schräg nach rückwärts verlaufender Kamm anschließt, das Metaconid. Zwei weitere, parallel verlaufende Kämme bilden das Talonid. Beim P_3 ist der hinterste Kamm kürzer. Weitere Unterschiede zwischen den beiden Zähnen liegen, abgesehen von den Dimensionen, in der relativ größeren Breite des P_4 und dem Auftreten eines lingualen Basalhöckers in der vorderen Zahnhälfte. Beide Zähne erreichen am Talonid ihre größte Breite. Die Molaren sind stark abgekaut. Die Innenwand ist einheitlich, also bovin, wie es bei so starker Abkauung nicht verwunderlich erscheint. Labial tritt bei allen drei Molaren zwischen Vorder- und Hinterlobus ein Basalhöcker auf. Das Talonid des M_3 zeigt keine zentrale Vertiefung.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Die Mandibel ist bis auf den Incisivabschnitt und den Processus coronoideus vollständig erhalten. Sie zeigt den für Tragocerus charakteristischen Bau.

Extremitätenskelett: Die Extremitätenknochen lassen keine Besonderheiten, die einer Beschreibung wert wären, erkennen. Zu erwähnen ist bloß, daß das Metatarsale proximal keine Eindellung der Außenfläche zeigt, wie es für *Miotragocerus pannoniae* typisch ist. Der Calcaneus entspricht wohl dimensionell dem von *Miotragocerus pannoniae,* wogegen das Gebiß und die Knochenzapfenmaße hinter dieser Art zurückbleiben. Ob übrigens die geringeren Dimensionen geschlechtlich bedingt sind, ist nicht mit Sicherheit zu sagen (vgl. Vorkommen von hornlosen Weibchen in Pikermi; Weithofer 1888).

Bemerkungen: Wie schon bei Beschreibung erwähnt, kann diese Art nicht mit der gleichzeitig im Wiener Becken verbreiteten Art *Miotragocerus pannoniae,* die nach neueren Untersuchungen zur damaligen Zeit für ganz Mitteleuropa charakteristisch war, identifiziert werden. Dagegen spricht nicht bloß der Bau des Knochenzapfens, der weder die Vorwärtskrümmung des distalen Abschnittes noch dessen rundlichen Querschnitt zeigt, sondern auch das Fehlen der proximalen Eindellung am Metatarsale. Dieses Merkmal ist, wie ich bereits (1950 b, p. 120) erwähnte, für *Miotragocerus pannoniae* charakteristisch und nach meinen bisherigen Untersuchungen auch konstant. Wenngleich auch die Zugehörigkeit dieser, einst als pathologisch gewerteten Metapodien zu *M. pannoniae* noch nicht durch Situsfunde belegt ist, so ist diese meines Erachtens durch die Art des Vorkommens gesichert. Gleichzeitig spricht auch das Fehlen „normaler" Metatarsalia im Pannon des Wiener Beckens dagegen, daß dieses Merkmal nur einzelnen Individuen dieser Art zukam.

Dem Knochenzapfen nach, der schwach nach rückwärts gekrümmt und im distalen Abschnitt lateral komprimiert ist, gehört die Form von Tiefernitzgraben zur Gattung *Tragocerus. Graecoryx* (s. Pilgrim u. Hopwood 1928) kommt nicht in Betracht, da diese Gattung auf einem jugendlichen Knochenzapfen einer *Tragocerus*-Art basiert (s. Bohlin 1935). Da die steirische Art dimensionell hinter *Tr. amaltheus* zurückbleibt, schien eine Zugehörigkeit zu der von Pilgrim u. Hopwood (1928) als „*Graecoryx*" *valenciennesi* benannten Art, die nach Bohlin möglicherweise mit *Tr. parvidens* identisch ist, gegeben. Dem widerspricht jedoch das Verhalten von P : M, das typisch tragocerin ist, das heißt die Prämolaren verkürzt sind. Bei „*Graecoryx*" *valenciennesi* sind die P relativ länger, das heißt, das Gebiß repräsentiert eine primi-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Maßtabelle (*Tragocerus* sp.).

Sämtliche Maße in Millimetern.

Knochenzapfen Tiefernitzgraben	Basal		Mitte	Distal	
L	55,0	53,0	37,0	23,5	16,0
B	29,0	28,0	19,5	13,3	10,6

	P_2	P_3	P_4	M_1	M_2	M_3	Fundort
L	9,3	14,1	15,9	15,0	17,5	25,2	Tiefernitzgraben
B	5,9	8,6	9,5	10,8	12,0	12,5	

	Unterkiefer vom Tiefernitzgraben				M_1	M_2	Fundort
	bei P_2	bei M_1	hinter M_2				
H	27,0	37,0	40,5	L	15,9	17,5	Laßnitztunnel
B	9,9	11,8	15,5	B	11,6	13,1	

	P^2	P^3	P^4	Fundort
L	15,8	16,2	12,8	Tiefernitzgraben
B	12,3	12,7	15,8	

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

tiveren Zustand. Die M/P-Indices verhalten sich bei *Tragocerus amaltheus, Tragocerus* von Tiefernitzgraben, *Miotragocerus pannoniae* und „*Graecoryx*" *valenciennesi* wie 145, 143, 140—144 und 120. Auch *Tragocerus leskewitschi* aus dem Chersonien von Sebastopol (s. Borissiak 1914) kommt nicht in Betracht, da es kleiner ist und im Bau der P sup. abweicht.

Dementsprechend bezeichne ich die steirische Form bloß als *Tragocerus* sp., da sie dimensionell hinter *Tr. amaltheus* zurückbleibt. Interessanterweise sind durch Depéret (1887, Taf. XII, Fig. 13) aus Lebéron und Croix-Rousse Tragocerinen beschrieben worden, die ebenfalls dimensionell hinter *Tr. amaltheus* zurückbleiben. Für Soblay gilt dies nicht, wie Viret u. Mazenot (1948) gezeigt haben. Die von diesem Fundort vorliegenden Belege entsprechen der typischen Pikermiform. Immerhin muß bemerkt werden, daß die Reste aus Croix-Rousse keine sichere Zuordnung zu *Tragocerus* gestatten.

Das bemerkenswerteste ist jedoch, daß dieser Bovide nicht mit dem im Wiener Becken nicht seltenen *M. pannoniae* identisch ist. Diese Tatsache läßt sich m. E. mit dem im steirischen Becken bereits stärkeren pannonischen Einfluß in Zusammenhang bringen. Bekanntlich bildet Ostösterreich auch heute ein faunistisches Grenzgebiet, indem zahlreiche pannonische Arten hier ihr westlichstes Verbreitungsgebiet erreichen. So weicht die ungarische unterpliozäne Säugetierfauna durch den deutlichen pontischen Einfluß stark von der aus dem Wiener Becken ab. Jedenfalls scheint mir durch diesen Tragocerinen ein Hinweis gegeben zu sein, daß wenigstens die östliche Steiermark im Unterpliozän tiergeographisch bereits zum pannonischen Raum zu zählen ist[11].

Tragocerinae indet.

1924 *Tapirus* sp. (Ehrenberg, p. 173).
1924 Artiodactyle (?) indet. (Ehrenberg, p. 173).
1929 Artiodactyle (?) indet. (Ehrenberg, p. 785, Abb. 284).
1934 Bovide (indet.) (Pia u. Sickenberg, Nr. 2432, 2469).

Materialliste: 1 Humerus prox. u. dist. (Gleichenberg); 1 Humerus-dist.-Fragment (Nestelbach, Jo. 54.518); 1 Humerus-dist.-Gelenkrolle (Gleisdorf, Jo. 12.347); 1 Tibia dist. (Brunn bei Nestelbach, Jo. 27.945/46).

Neben den obigen Resten liegen von anderen Fundorten einige weitere vor, die durchschnittlich etwas größer dimensioniert sind

[11] Im Wiener Becken ist bisher neben zahlreichen Funden von *Miotragocerus pannoniae* nur ein auf *Tragocerus* zu beziehender Rest bekanntgeworden (vgl. Thenius 1951, p. 278).

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

und schon aus diesem Grunde die Zugehörigkeit zu *Tragocerus* von Tiefernitzgraben fraglich erscheinen lassen. Sämtliche Reste lassen typisch bovine bzw. tragocerine Züge erkennen (der Humerus aus Gleichenberg ist bei Ehrenberg z. T. als Femur gedeutet worden), doch reichen diese allein nicht zur generischen Bestimmung aus. Ich kann daher diese Reste bloß unter der Bezeichnung Tragocerine indet. anführen. Erst vollständigere Funde (Gebiß und Knochenzapfen) können über eine eventuelle Zugehörigkeit zu der Form von Tiefernitzgraben Aufschluß geben. Interessant ist bloß, daß einzelne Reste (z. B. Humerus aus Gleichenberg) die von *Miotragocerus pannoniae* aus dem Wiener Becken an Größe ganz beachtlich übertreffen.

III. Die Altersstellung der Fundschichten.

Gehören die Boviden auch zu den stratigraphisch wichtigsten Leitformen des jüngeren Tertiärs, so gestatten die vorliegenden Reste doch nur eine sehr beschränkte Auswertung in stratigraphischer Hinsicht. Dies ist vielleicht auch darin begründet, daß die Tragocerinen im steirischen Miozän bisher nicht nachgewiesen sind und die *Eotragus*-Arten in diesem Punkt kaum etwas aussagen.

So sind schon durch den Nachweis einer *Eotragus sansaniensis*-artigen Antilope im europäischen Burdigal (Stehlin 1907, Ruminant VII) der stratigraphischen Verwertbarkeit dieser Art und damit auch der Gattung Grenzen gesetzt. Daß die Entwicklungshöhe der einzelnen Arten nicht stratigraphisch verwertet werden darf, habe ich bereits an anderer Stelle betont, und es wäre vollkommen verfehlt, die Entwicklungshöhe der Formen von den einzelnen Fundpunkten altersmäßig auszuwerten. Wie aus der Beschreibung zu entnehmen ist, verhalten sich die Boviden von Göriach, Gamlitz und Leoben derart, daß ersteres die primitivsten, letzteres die spezialisiertesten Typen geliefert hat. Dies würde bedeuten, daß Göriach und damit auch Neudorf-Sandberg und Neudorf-Spalte im Wiener Becken älter sind als Gamlitz oder gar Leoben. Leoben wäre — bloß der Entwicklungshöhe der *Eotragus*-Formen nach beurteilt — jünger als Göriach und Gamlitz.

Gegen diese einseitige Auswertung habe ich schon wiederholt Stellung genommen und kann dies auch hier nur wiederholen. Die Entwicklungshöhe nahe verwandter Formen ist nicht so sehr durch das geologische Alter bedingt, als vielmehr vom Biotop abhängig.

Diese Erkenntnis ist, vom stratigraphischen Gesichtspunkt aus beurteilt, sehr wesentlich, und es wird verständlich, weshalb ich besonderen Wert auf das Neuerscheinen einzelner Arten lege

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

bzw. bei Beurteilung ganzer Faunen nur solche gleichen Biotopes heranziehe (vgl. Thenius 1952 a, p. 119).

Die stratigraphische Verwertbarkeit der Boviden des steirischen Tertiärs wird ferner noch dadurch beeinträchtigt, daß diese nur von einigen wenigen Fundplätzen bekanntgeworden sind: Göriach, Gamlitz, Leoben, Tiefernitzgraben, Laßnitztunnel, Nestelbach und Brunn bei Graz, Gleisdorf und Gleichenberg.

Während für die unterpliozänen Fundorte auch durch geologische Befunde das Alter feststeht, sind die miozänen in der bisherigen Literatur keineswegs einstimmig beurteilt worden. Für Göriach steht nunmehr das tortonische Alter fest (vgl. Thenius 1949). In gewisser Hinsicht ist durch das Auftreten von *Eotragus*-Arten für Gamlitz und Leoben wohl ein Hinweis auf den durch Oberhelvet—Torten umrissenen Zeitraum gegeben, doch wird diesem Argument durch den bereits erwähnten burdigalischen *Eotragus*-Fund aus Westfrankreich die Beweiskraft genommen.

Andererseits kann gerade für Leoben, wo infolge des Lebensraumes (offene Landschaft; vgl. die Bemerkungen in 1952 a, p. 121) auch ein Vorkommen von Tragocerinen zu erwarten wäre, das Fehlen dieser Formen als Hinweis für ein prätortonisches Alter aufgefaßt werden. Freilich haftet einem derartigen „negativen Beweis“ immer ein Mangel an.

IV. Systematisch-nomenklatorische, phylogenetische und ökologische Schlußfolgerungen.

Die in dieser Hinsicht wertvollsten Ergebnisse werden einerseits durch die Zuordnung der von Göriach vorliegenden, bisher als Cerviden angesehenen Fossilreste zur Gattung *Eotragus*, andererseits durch deren Definition gebildet. So ist *Eocerus cristatus* als Synonym von *Eotragus sansaniensis* einzuziehen. *Cervus haplodon* gehört zur Gattung *Eotragus* und besitzt vor *Antilope clavata* und *martiniana* die Priorität. Vom phylogenetischen Gesichtspunkt aus ist der Nachweis von Boviden mit primitiven (cervidenartigen) Merkmalen sehr interessant, da dadurch ein gewisser Hinweis auf die Herkunft der Boviden gegeben ist. Demnach besteht zumindest auf Grund des Gebisses keine Schwierigkeit, die Boviden von cervidenartigen, geweihlosen Paarhufern abzuleiten. Auch die einfachen, gestreckten Knochenzapfen fügen sich diesen Vorstellungen ein. Über Ort und Zeitpunkt der Entstehung bovider Formen lassen sich noch keine endgültigen Angaben machen, da hiefür noch zu wenig Material vorliegt. Immerhin lassen die bisherigen Fossilfunde erkennen, daß der Zeitpunkt der Abspaltung im ausgehenden

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Oligozän bzw. beginnenden Miozän zu suchen ist. Zu ähnlichen Schlußfolgerungen ist Pilgrim (1939, 1941) gelangt, der einerseits auf Grund des Vorkommens von *Eotragus* im europäischen und afrikanischen „Mittelmiozän", andererseits an Hand des Vorkommens von aegodonten Formen (*Oioceros*) im Miozän auf eine Entstehung der Boviden im Untermiozän Zentralasiens schließt. Auch Dietrich (1950, p. 53) sieht in Hochasien das Entstehungszentrum.

Da durch Stehlin (1907) *Eotragus* bereits im westeuropäischen Burdigalien nachgewiesen ist, muß der Zeitpunkt der Herausdifferenzierung dieser Form zumindest in das Aquitanien verlegt werden. Gleichzeitig läßt auch das Vorkommen von typisch aegodonten Formen im mittel- und westeuropäischen Vindobonien (*Gazella stehlini;* s. Thenius 1952) auf einen ähnlichen Zeitpunkt der Entstehung der Boviden zurückschließen. Wie ich bereits dort ausführe, erscheint *G. stehlini* als typisch entwickelte Gazelle im europäischen Tortonien, ohne daß bisher Ahnenformen gefunden worden wären. Diese Art ist nicht nur im Bau des Gehörns spezialisiert, sondern besitzt auch ein hypsodontes Gebiß, wie es für Gazellen charakteristisch ist.

Zugleich beweist jedoch das Auftreten von *Oioceros* in Asien und von *Gazella* in Europa[12], wie lückenhaft unsere Kenntnis derzeit noch immer ist.

In phylogenetischer Hinsicht ist ferner das Ergebnis bemerkenswert, daß *Eotragus* und *Protragocerus* zwei in verschiedener Richtung differenzierten Stämmen angehören und daß an eine Zugehörigkeit einer der Sansan-Antilopen zu *Protragocerus* nicht gedacht werden kann.

Während *Eotragus haplodon* eine ausgesprochene Waldantilope darstellt, ist *E. sansaniensis* mehr für offene Landschaft charakteristisch.

Das Vorkommen von *Tragocerus* im Pannon von Tiefernitzgraben bildet einen gewissen Gegensatz zum Wiener Becken und deutet möglicherweise auf die Zugehörigkeit des steirischen Beckens zum pannonischen Raum.

Bemerkenswert ist ferner die auffallende Artenarmut im steirischen Miozän, die nur aus dem damaligen Lebensraum verständlich wird. So fehlen die Gazellen und die Tragocerinen, die im jüngeren Miozän des Wiener Beckens nicht zu selten auftreten, vollständig.

[12] Die nach Pilgrim (1939) aus miozänen Ablagerungen der Siwaliks beschriebenen Gazellen gehören pliozänen Schichten an.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

V. Zusammenfassung.

Im Zuge der Revision der Säugetierreste des steirischen Jungtertiärs werden folgende Boviden festgestellt:

Eotragus haplodon von Göriach und Gamlitz,
Eotragus sansaniensis von Leoben,
Tragocerus sp. von Tiefernitzgraben und Laßnitztunnel und
Tragocerinae indet. von Gleichenberg, Gleisdorf, Brunn und Nestelbach bei Graz.

Die Artenarmut der Boviden des steirischen Miozäns wird mit dem Lebensraum in Zusammenhang gebracht.

VI. Literaturverzeichnis.

Abel, O., 1922: Lebensbilder aus Tierwelt der Vorzeit. — Jena (Fischer).
Bach, F., 1908: Die tertiären Landsäugetiere der Steiermark. Mitt. naturw. Ver. Steiermark **45**, Graz.
Biedermann, W. G. A., 1873: Petrefakten aus der Umgegend von Winterthur. 4. Reste aus Veltheim. — Winterthur.
Bohlin, B., 1935: Kritische Bemerkungen über die Gattung Tragocerus. Nova Acta Reg. Soc. Sci. Upsala (4), **9**, Uppsala.
Borissiak, A., 1914: Mammifères fossiles de Sebastopol. Mém. Com. géol., n. s. 2, Livr. **84—87**, St. Petersbourg.
Depéret, Ch., 1887: Recherches sur la succession des faunes de vertébrés miocènes de la vallée du Rhone. Arch. Mus. Hist. natur. **4**, Lyon.
— 1892: La faune de mammifères de La Grive-St.-Alban (Isère). Ibidem **5**, Lyon.
Dietrich, W. O., 1950: Fossile Antilopen und Rinder Äquatorialafrikas (Material der Kohl-Larsenschen Expeditionen). Palaeontographica A, **99**, Stuttgart.
Ehrenberg, K., 1929: Erhaltungszustand und Vorkommen der Fossilreste und die Methoden ihrer Erforschung. Hdb. biol. Arb.-Meth. v. Abderhalden Abt. X, Wien und Berlin (Urban & Schwarzenberg).
Ehrenberg, K. und Winkler, A., 1924: Über einige neue fossile Knochenfunde aus dem oststeirischen Eruptivgebiet und die geologische Position der Fundstellen. Verh. geol. B.-Anstalt., Wien.
Filhol, H., 1891: Etudes sur les mammifères fossiles de Sansan. Annal. géol. Sci. **21**, Paris.
Gaudry, A., 1861: C. R. Acad. Sci. *LII*, p. 298, Paris.
Hofmann, A., 1887: Neue Funde tertiärer Säugetiere aus der Kohle des Labitschberges bei Gamlitz. Verh. geol. B.-Anst., Wien.
— 1888: Beiträge zur Säugethierfauna der Braunkohle des Labitschberges bei Gamlitz in Steiermark. Jb. geol. R.-Anst. **38**, Wien.
— 1893: Die Fauna von Göriach. Abh. geol. R.-Anst. **15**, Wien.
Hofmann, A. und Zdarsky, A., 1904: Beiträge zur Säugetierfauna von Leoben. Jb. geol. R.-Anst. **54**, Wien.
Hübl, H. H., 1939: Säugetierfunde in der Oststeiermark zwischen Raab und Feistritz. Mitt. naturw. Ver. Steiermark **75**, Graz.
Lartet, E., 1851: Notice sur la colline de Sansan. Auch.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Meyer, H. v., 1846: Mittheilung an Prof. Bronn gerichtet. N. Jb. f. Miner. etc., Stuttgart.
Pia, J. und Sickenberg, O., 1934: Katalog der in den österr. Sammlungen befindlichen Säugetierreste des Jungtertiärs Österreichs und der Randgebiete. Dschr. naturhist. Mus. Wien, geol.-paläont. Reihe **4**, Wien.
Pilgrim, G. E., 1939: The fossil bovidae of India. Palaeont. Indica, n. s. **24**, Calcutta.
— 1941: The dispersal of the Artiodactyla. Biol. Rev. **16**, Cambridge.
Pilgrim, G. E. und Hopwood, A. T., 1928: Catalogue of the Pontian bovidae of Europe in the department of geology. British Mus. (Nat. Hist.), London.
Redlich, K. A., 1898: Eine Wirbelthierfauna aus dem Tertiär von Leoben. Sb. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl. **107**, Wien.
— 1906: Neue Beiträge zur Kenntnis der tertiären und diluvialen Wirbeltierfauna von Leoben. Verh. geol. R.-Anst., Wien.
Roger, O., 1902: Wirbeltierreste aus dem Obermiozän der bayrisch-schwäbischen Hochebene V. **35**. Ber. naturhist. Ver. Schwaben u. Neuburg, Augsburg.
Schlosser, M., 1923: Säugetiere, Mammalia. In: Zittel, K. A.: Grundzüge der Paläontologie II. (Paläozoologie). 4. Aufl., München u. Berlin (Oldenbourg).
Simpson, G. G., 1945: The principles of classification and a classification of mammals. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **85**, New York.
Stehlin, H. G., 1907: Notice paléomammalogiques sur quelques dépôts miocènes des bassins de La Loire et de l'Allier. Bull. Soc. géol. France (4), **7**, Paris.
Thenius, E., 1948: Über die Entwicklung des Hornzapfens von Miotragocerus. Sb. österr. Akad. Wiss., math.-natur. Kl. **157**, Wien.
— 1949: Die Carnivoren von Göriach (Steiermark). Ibidem **158**, Wien.
— 1950: Die Cerviden und Lagomeryciden des steirischen Tertiärs. (Vorläuf. Mitt.). Anz. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl., Wien.
— 1950: Die tertiären Lagomeryciden und Cerviden der Steiermark. Sb. Österr. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl. 159, Wien (1950 a).
— 1950, Die Säugetierfauna aus den Congerienschichten von Brunn-Vösendorf bei Wien. Verh. geol. B.-Anst. Jg. 1948, Wien (1950 b).
— 1951: Ergebnisse paläontologischer Untersuchungen an den Boviden (Mammal.) des Wiener Beckens. N. Jb. f. Geol. u. Paläont., Mh., Stuttgart.
— 1952: Gazella cf. deperdita aus dem mitteleuropäischen Vindobonien und das Auftreten der Hipparionfauna. Eclogae geol. Helv. **44**, Basel 1951.
— 1952: Die Säugetierfauna aus dem Torton von Neudorf an der March (ČSR); N. Jb. f. Geol. u. Paläont., Abh. 96, Stuttgart (1952 a).
Viret, J. und Mazenot, G., 1948: Nouveaux restes de mammifères dans le gisement de lignite pontien de Soblay (Ain). Annal. de Paléont. **34**, Paris.
Weithofer, K. A., 1888: Beiträge zur Kenntnis der Fauna von Pikermi bei Athen. Beitr. z. Geol. u. Paläont. Österr.-Ungarn **6**, Wien.
Zdarsky, O., 1909: Die miocäne Säugetierfauna von Leoben. Jb. geol. R.-Anst. **59**, Wien.